

ESTADO DEL ARTE DE LA QUINUA EN EL MUNDO EN 2013



Food and Agriculture
Organization of the
United Nations

Secretaría del Año Internacional de la Quinua: Salomón Salcedo (FAO)
Coordinación General del Año Internacional de la Quinua: Tania Santivañez (FAO)
Coordinación científica y técnica: Didier Bazile (CIRAD)
Edición científica: Didier Bazile, Daniel Bertero y Carlos Nieto
Revisión de textos y estilo: Raúl Miranda
Diseño: Marcia Miranda
Colaboradores: Sara Granados y Gonzalo Tejada

Para citar el libro completo:

BAZILE D. et al. (Editores), 2014. "Estado del arte de la quinua en el mundo en 2013": FAO (Santiago de Chile) y CIRAD, (Montpellier, Francia), 724 páginas

Para citar solo un capítulo:

AUTORES, (2014). Título del capítulo. Capítulo Numero XX. IN: BAZILE D. et al. (Editores), "Estado del arte de la quinua en el mundo en 2013": FAO (Santiago de Chile) y CIRAD, (Montpellier, Francia): pp. XX-YY

Las denominaciones empleadas en este producto informativo y la forma en que aparecen presentados los datos que contiene no implican, por parte de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), juicio alguno sobre la condición jurídica o nivel de desarrollo de países, territorios, ciudades o zonas, o de sus autoridades, ni respecto de la delimitación de sus fronteras o límites. La mención de empresas o productos de fabricantes en particular, estén o no patentados, no implica que la FAO los apruebe o recomiende de preferencia a otros de naturaleza similar que no se mencionan.

Las opiniones expresadas en este producto informativo son las de su(s) autor(es), y no reflejan necesariamente los puntos de vista o políticas de la FAO.

ISBN 978-92-5-308558-3 (PDF)

© FAO, 2014

La FAO fomenta el uso, la reproducción y la difusión del material contenido en este producto informativo. Salvo que se indique lo contrario, se podrá copiar, descargar e imprimir el material con fines de estudio privado, investigación y docencia, o para su uso en productos o servicios no comerciales, siempre que se reconozca de forma adecuada a la FAO como la fuente y titular de los derechos de autor y que ello no implique en modo alguno que la FAO apruebe los puntos de vista, productos o servicios de los usuarios. Todas las solicitudes relativas a la traducción y los derechos de adaptación así como a la reventa y otros derechos de uso comercial deberán dirigirse a www.fao.org/contact-us/licence-request o a copyright@fao.org.

Los productos de información de la FAO están disponibles en el sitio web de la Organización (www.fao.org/publications) y pueden adquirirse mediante solicitud por correo electrónico a publications-sales@fao.org.

CAPÍTULO 2.2.

TÍTULO: FISIOLÓGÍA DE LAS SEMILLAS Y RESPUESTA A LAS CONDICIONES DE GERMINACIÓN

*Autor para correspondencia: Diana CECCATO <ceccato.diana@inta.gob.ar>

DIANA CECCATO^a, JOSÉ DELATORRE-HERRERA^b, HERNÁN BURRIEZA^c, DANIEL BERTERO^d, ENRIQUE MARTÍNEZ^e, IGNACIO DELFINO^b, SANDRA MONCADA^b, DIDIER BAZILE^f, MARTINA CASTELLÓN^c

^a Banco Base de Germoplasma, IRB, CIRN, INTA, B1686EYR Hurlingham, Bs. As., Argentina.

^b Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.

^c Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EGA CABA, Argentina.

^d CONICET-IFEVA /Cátedra de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, UBA, C1417DSE Bs. As., Argentina.

^e Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas, CEAZA, La Serena/Facultad de Ciencias del Mar, UCN-Coquimbo, Chile.

^f UPR GREEN, CIRAD-ES; TA C-47/F, Campus International de Baillarguet 34398 Montpellier Cedex 5, Francia.

Resumen

En este capítulo se reúnen los conocimientos sobre el comportamiento germinativo y en conservación de semillas de quinua a través de tres aspectos generales: la respuesta de la germinación a diferentes factores y ante situaciones de estrés, la tolerancia al brotado pre-cosecha y el control de la dormición, y la dinámica de envejecimiento y longevidad potencial de las semillas en conservación. Las semillas de quinua mostraron capacidad de germinar a temperaturas cercanas a cero y tolerancia a exposiciones breves a heladas en algunos casos. Accesiones que provienen de zonas salinas y áridas tienen en general mayor tolerancia al estrés hídrico y la salinidad, producto de su adaptación. No obstante, la diferenciación de los efectos de la salinidad en iónico y osmótico reveló diversas respuestas y niveles de tolerancia en accesiones de diferente origen. El brotado pre-cosecha es uno de los problemas que limitan la expansión del cultivo de quinua hacia regiones húmedas. El estudio del comportamiento germinativo en accesiones con dormición permitió

determinar el efecto de factores ambientales (temperatura y fotoperíodo), hormonales (ABA y Ga_3) y estructurales (espesor de cubiertas) sobre el nivel de dormición de semillas de quinua durante su desarrollo, maduración y almacenamiento. Las semillas de quinua poseen la capacidad de tolerar la pérdida de agua y mantener la viabilidad, recuperando las funciones vitales al ser rehidratadas. La cinética de las reacciones de deterioro conducentes a la pérdida de viabilidad está determinada principalmente por el grado de movilidad del agua de multicapas. Entre las reacciones de deterioro se destacan la lipooxidación y la formación de compuestos de Maillard. Existen referencias sobre diferencias en la tolerancia al almacenamiento de diferentes cultivares, pero no son concluyentes en cuanto a la asociación entre la longevidad y las características de las regiones de origen.

Introducción.

El éxito en el establecimiento de un cultivo requiere de la oportuna siembra de semillas de calidad,

con alta viabilidad y capacidad de germinación, en condiciones ambientales y edáficas adecuadas para permitir una emergencia rápida y uniforme de las plántulas. A su vez, el período entre la siembra y establecimiento de plántulas es particularmente vulnerable al estrés (Carter y Chesson 1996, Bennett 2004). Para una buena adaptación del cultivo en regiones diferentes de las tradicionales, es fundamental tener en cuenta los factores que afectan el proceso de germinación de las semillas. Dada la tolerancia del cultivo de quinua a condiciones de aridez, bajas temperaturas y salinidad, conocer la respuesta de la germinación cuando las semillas son sometidas a estas condiciones permitirá establecer el manejo más apropiado para la siembra en estos ambientes, así como la elección de las variedades u orígenes que mejor se adapten a los mismos.

En cuanto a su capacidad de germinación, es deseable que las semillas germinen rápidamente y sin impedimentos en el momento de la siembra. Sin embargo, una alta capacidad de germinación en las semillas fisiológicamente maduras en las panojas aún no cosechadas puede significar, según las condiciones del ambiente, un alto riesgo de brotado pre-cosecha y el consiguiente deterioro de las semillas (Paulsen y Auld 2004, Gubler-*et al.* 2005, Kermode 2005). En regiones de cultivo templadas, con alta humedad ambiental o alta probabilidad de lluvias durante la maduración de las semillas, la dormición es una característica deseable ya que reduce la capacidad de germinación en la etapa previa a la cosecha (Bertero y Benech-Arnold 2000, Bertero *et al.* 2001). Esta característica puede ser utilizada en programas de mejoramiento adaptativo de la quinua a ambientes húmedos. No obstante, si esa incapacidad de germinar se extiende en el tiempo representará un problema en el momento de la siembra. El control de la dormición debe, por lo tanto, estudiarse cuidadosamente para poder prever el efecto que las condiciones ambientales tendrán sobre el nivel y tasa de salida de dormición (Ceccato-*et al.* 2011).

Por otra parte, una correcta conservación de las semillas asegurará el mantenimiento de su viabilidad al momento de la siembra. La longevidad es entendida como el tiempo que

una semilla permanece viable en determinadas condiciones de conservación y dependerá de la calidad inicial de la semilla, las condiciones de humedad y temperatura a las que se mantiene y una tasa de envejecimiento que normalmente es característica de la especie (Ellis y Roberts 1980). En la quinua esa tasa o ritmo de envejecimiento ha mostrado una variabilidad considerable entre variedades (Castellón 2008, López Fernández 2008). Por ello es relevante conocer los mecanismos que intervienen en el proceso de deterioro y envejecimiento de las semillas y las características de que dependen, y que definen las diferencias en su comportamiento en almacenamiento. El conocimiento de este proceso ayudará a mejorar las condiciones de conservación y optimizar la calidad de las semillas que serán utilizadas para la siembra.

En este capítulo se reúnen los conocimientos sobre el comportamiento germinativo y en conservación de semillas de quinua a través de tres aspectos generales: la respuesta de la germinación a diferentes factores y ante situaciones de estrés, la tolerancia al brotado pre-cosecha y el control de la dormición como alternativa de adaptación a ambientes húmedos, y la dinámica de envejecimiento y longevidad potencial de las semillas en condiciones de conservación.

1. Respuesta a las condiciones de germinación.

1.1 Efecto de la temperatura.

Bois *et al.* (2006) señalan que la temperatura óptima para la máxima germinación en quinua, a la que se alcanza el 100 % de germinación, se presenta entre los 18 y 23 °C. Para el cultivar Olav (seleccionado en Dinamarca a partir de germoplasma chileno) la temperatura óptima para la germinación final máxima se ubicó entre los 15 y 20 °C, mientras que para la tasa de germinación fue de aproximadamente 30 °C día, con una temperatura de base de 3 °C. El requerimiento de tiempo térmico de 30 °C día para la protrusión de radícula en la var. Olav indica además una rápida respuesta a la temperatura (Jacobsen y Bach 1998), aunque duraciones mucho menores se han estimado para genotipos de otros orígenes, como el altiplano (ver capítulo 2.5).

Las bajas temperaturas pueden inducir una

inhibición total en el número de semillas germinadas debido a la muerte del embrión, según lo descrito por Rosa *et al.* (2004), esto sucede porque se afecta la síntesis y activación de proteínas y el comienzo de la degradación de las reservas de la semilla (Bove *et al.* 2001). Semillas de dos accesiones de Salares del norte altiplánico de Chile (Roja y Amarilla) fueron expuestas a heladas alcanzando diferentes umbrales térmicos (0°, -2° y -4° C) en las tres fases de la germinación y posteriormente se evaluó su porcentaje de germinación a 20 °C. La exposición a heladas durante las fases I y II (imbibición y metabólica) redujo fuertemente el porcentaje de germinación en ambas accesiones, desde casi un 80% a más del 95% menos que el testigo en el caso de -4 °C durante la fase I (Delfino 2008). Esto puede deberse a que la aplicación de bajas temperaturas durante el período de imbibición (4 horas), produce congelación del agua en los tejidos, lo que afecta al embrión, y termina finalmente matando a la semilla (Delouche 2002). Durante la fase III (emergencia de la radícula) el efecto fue menor, pero evidenció una diferencia entre las accesiones afectando más a la accesión Amarilla que a la Roja (40 vs. 15% de reducción en la germinación, para los umbrales de 0 y -2 °C), y a su vez ambas fueron más afectadas cuando fueron expuestas a -4 °C (50 y 25% de reducción en la germinación para las accesiones Amarilla y Roja, respectivamente) (Delfino 2008). Según Boero *et al.* (2000), la disminución del proceso germinativo en campo se debe principalmente a las amplias oscilaciones térmicas que ocurren entre las primeras horas del día, con temperaturas que llegan prácticamente al punto de congelamiento, y las horas de la tarde donde el aire o el primer centímetro de suelo pueden alcanzar los 40 °C.

1.2 Efecto del estrés hídrico.

El suministro de agua durante la germinación es fundamental para que el proceso se lleve a cabo (Johnston *et al.* 1999). Un estrés hídrico puede ser provocado por falta de agua pero también por bajas temperaturas o alta salinidad. La dificultad que representa para la semilla absorber el agua

del medio circundante se traduce en un mayor tiempo requerido para la reorganización de las membranas, y para el desarrollo de los procesos metabólicos (Tarquis y Bradford 1992; Soeda-*et al.* 2005). Cuanto más bajo sea el potencial osmótico del medio simulando stress salino, mayor será el tiempo requerido para completar la fase II de la germinación (Jeller *et al.* 2003).

Al exponer a las semillas de quinua de una accesión de Salares (Amarilla) y otra de Costa del sur de Chile (Hueque) a un bajo potencial osmótico en el medio de incubación, el proceso germinativo se vio afectado, tal como se muestra en la Figura 1 (Moncada 2009). Soluciones de PEG 8000 a bajos potenciales osmóticos retrasaron la imbibición de las semillas de ambas accesiones. Para la accesión de Salares, los contenidos de agua fueron significativamente diferentes ($p \leq 0,05$) entre las semillas embebidas con agua destilada y aquellas con solución osmótica a -0,5, -1, -1,5 y -2 MPa de PEG 8000. Llamativamente, en la accesión de Costa el contenido de agua para las semillas embebidas en soluciones con -0,5 MPa se comportó estadísticamente igual al de las semillas embebidas con agua destilada ($p \leq 0,05$). Entre estos tratamientos y aquellos con -1, -1,5 y -2 MPa se presentaron diferencias significativas ($p \leq 0,05$), siendo el tratamiento con -2 MPa aquel donde la imbibición se vuelve más lenta, alcanzando solo un 20% de humedad en las semillas en 24 horas de hidratación. La cinética de imbibición de las semillas de la accesión de Costa (Hueque) es más afectada por los menores potenciales osmóticos. Para estas semillas se observó una disminución de 60% en el contenido relativo de agua al comparar agua destilada y -2 MPa, mientras que para la accesión de Salares (Amarilla) esta diferencia solo fue de 40%, al término del periodo de evaluación (Moncada 2009). Estos resultados concuerdan con las respuestas obtenidas por Delatorre (2008), quien obtuvo una reducción en el porcentaje de germinación para las accesiones Hueque y Amarilla de 50% y 26,2%, respectivamente, a las 24 horas de hidratación en solución de PEG 8000 a -1,4 MPa.

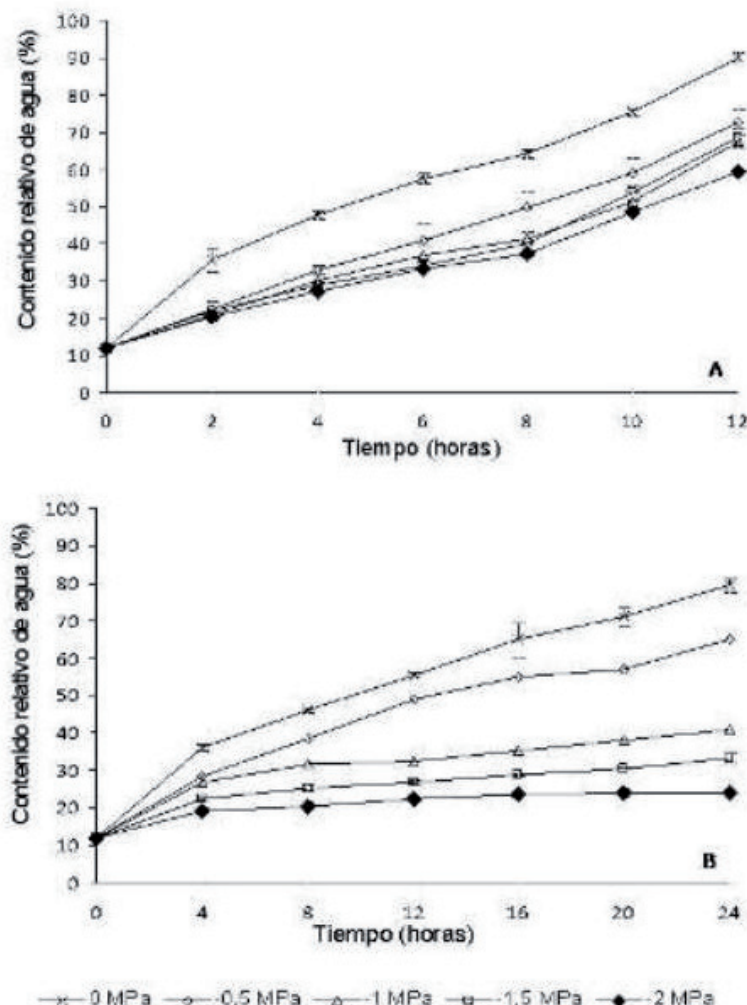


Figura 1: Cinéticas de imbibición de semillas de quinua de las accesiones de Salares: Amarilla (A) y de Costa: Hueque (B) tratadas con PEG 8000 a distintos potenciales osmóticos. Los valores corresponden al promedio de cinco repeticiones. Barras verticales indican el error estándar (\pm). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las curvas. Fuente: Moncada 2009.

1.3 Efecto de la salinidad.

La disminución en la germinación de semillas provocada por salinidad es el resultado de la acción conjunta de dos tipos de factores estresantes: el déficit hídrico producido por el efecto osmótico de las sales en la solución de suelo, denominado también “sequía osmótica”, y la toxicidad como consecuencia del ingreso excesivo de iones como el Cl^- y Na^+ en los tejidos (Munns-*et al.* 1995; Zhu 2003). Delatorre y Pinto (2009) evaluaron la influencia del estrés salino y sus componentes (factores osmótico e iónico) durante la germinación en accesiones de quinua cultivadas en la zona árida y salina del altiplano o de Salares (Amarilla y Roja) y de Costa sur (Pucura y Hueque)

con condiciones de alta humedad y suelos no salinos, en Chile. Las semillas fueron tratadas con diferentes concentraciones de soluciones salinas (0; 0,2; 0,4; 0,8 y 1,2 M NaCl). El efecto osmótico fue determinado incubando las semillas en una solución isotónica de polietilenglicol (PEG 8000) de osmolaridad equivalente a cada solución salina. El efecto iónico en la reducción de la germinación final fue calculado por diferencia respecto del testigo. Los tratamientos sin sales de todas las accesiones alcanzaron el 100% de germinación a 25 °C. Al aplicar 0,4 M NaCl la germinación final se redujo en un 53% en la accesión Amarilla (Salares) que fue la más resistente y 89,9% en Hueque (Costa), la más susceptible. Los componentes del estrés salino

(osmótico e iónico), tuvieron diferentes magnitudes de influencia en la germinación de la quinua, según la accesión. Así, la accesión Amarilla fue la menos influenciada por ambos factores, especialmente el iónico (27%) que afectó más a Pucura y Roja, así como a Hueque, aunque ésta fue afectada en mayor proporción por el factor osmótico (50%). Según Delatorre (2008), el retraso en el proceso de germinación es otra diferencia que se observa en los tratamientos con sales. Accesiones de Costa tienen normalmente una imbibición más lenta y a su vez son más afectadas en este proceso por la salinidad del medio. Durante la germinación en condiciones salinas se activa también la movilización de carbohidratos. Bewley y Black (1994) señalan que la movilización de los carbohidratos de reserva comienza una vez que la radícula ha emergido. Sin embargo, en el tejido embrionario y en particular en la quinua, esto ocurre antes de la ruptura de la testa (Prego *et al.* 1998). Este mayor consumo de reservas es notorio en accesiones de Costa (Hueque) a las 24 hs de incubación en solución salina (0,4M NaCl), correlacionado con sus mayores tasas de respiración mientras que en accesiones de Salares (Amarilla) se encuentra una mayor disponibilidad de almidón, lo que demuestra un menor consumo (Delatorre 2008).

Aunque los cultivares del norte de Chile se muestran generalmente más tolerantes a la salinidad, como ecotipos de otras latitudes (Koyro y Eisa 2008), hay excepciones observadas en la fisiología de las plantas adultas (Orsini-*et al.* 2011, Ruiz-Carrasco *et al.* 2011) y en la germinación de sus semillas (Cortés-Bugueño y Navarro-Honores 2010). Algunos ecotipos locales de la zona central de Chile presentan sorprendentemente altas tolerancias a la salinidad iónica por NaCl. Esto se atribuye a que en ciertas regiones costeras del centro de Chile las mareas altas entran como una cuña de sal en las desembocaduras de los ríos y al subir los niveles, en terrenos de cultivo ancestral de quinua los suelos se van salinizando. Con ello los campesinos, sin proponérselo, han ido generando una resistencia mayor a la salinidad. En estas zonas costeras se observan incluso campesinos que modifican las riberas de los ríos para hacer piscinas de evaporación y colectan el residuo seco para vender sal de mar. De estas semillas, en el centro-sur de Chile se obtienen rendimientos equivalentes a los de la zona sur (2 t/ha) y mejores que los de la zona norte (<1 t/ha) (Martínez *et al.* 2007).

Chilo *et al.* (2009) estudiaron el efecto combinado de la temperatura (5, 10 y 20 °C) y la salinidad (0;

0,1; 0,2; 0,3 y 0,4 M de NaCl) en las variedades Cica y Real colectadas en Salta, Argentina. La germinación de las semillas fue afectada en su velocidad y luego en su porcentaje final en la medida que disminuyó la temperatura y aumentó la salinidad del tratamiento. Esta combinación de efectos inhibió completamente la germinación a la temperatura de 5 °C y en soluciones de 0,3M y 0,2M de NaCl para Cica y Real respectivamente, demostrando alta tolerancia y aptitud para su cultivo en valles áridos y semiáridos.

2. Tolerancia al brotado pre-cosecha y control de la dormición.

El brotado pre-cosecha es uno de los problemas que limitan la expansión del cultivo de quinua hacia regiones húmedas. En la Pampa Húmeda Argentina es común la ocurrencia de condiciones de alta humedad relativa o lluvias prolongadas en cualquier momento del año. Cuando estas condiciones coinciden con la capacidad de germinación de los granos (granos sin dormición), se produce el brotado de las semillas en la planta madre. El brotado es un fenómeno de frecuente ocurrencia en diversas regiones del mundo y ocasiona pérdidas económicas debidas a reducciones en el rendimiento, calidad para la industria y/o viabilidad de las semillas cosechadas, pudiendo llegar a provocar pérdidas totales. La dormición es una característica propia de las semillas que puede ser utilizada en el proceso de mejoramiento o adaptación de una especie a una zona particular con el fin de aumentar la tolerancia al brotado pre-cosecha. Se entiende por dormición a la condición interna de la semilla que impide su germinación en condiciones hídricas, térmicas y gaseosas que de otro modo serían adecuadas para la misma (Bénech-Arnold *et al.* 2000).

La mayoría de los cultivares de quinua que se habían estudiado hasta poco atrás carecen de dormición, y observaciones a campo confirmaron la existencia de una alta susceptibilidad al brotado en el periodo previo a la cosecha (Bertero y Bénech-Arnold 2000; Bertero *et al.* 2001). Se estudió el comportamiento germinativo de las semillas de dos genotipos de quinua con dormición (2-Want y Chadmo, originarios de Bolivia y Chiloé, Chile, respectivamente), combinando ambientes de cultivo (fechas de siembra), almacenamiento e incubación. El objetivo fue determinar la influencia del ambiente sobre el nivel de dormición en semillas de quinua y los posibles mecanismos involucrados (Ceccato *et al.* 2011).

2.1 Control ambiental de la dormición.

Tal como ocurre en otras especies de ciclo primavero-estival (Benech-Arnold *et al.* 2000; Benech-Arnold 2004; Allen *et al.* 2007; Batlla y Benech-Arnold 2007), la salida de dormición en semillas de quinua se manifiesta a través de una ampliación del rango de temperaturas que permiten la germinación, adquiriendo gradualmente luego de cosechadas la capacidad de germinar a temperaturas menores.

Siembras de primavera, en las que el llenado de granos ocurre durante el verano, promueven la dormición en semillas de quinua, mientras que las fechas de siembra en que la madurez ocurre en otoño la reducen. El efecto de la fecha de siembra podría deberse a diferencias en el fotoperíodo y/o las temperaturas experimentadas durante el desarrollo en la planta madre, ya que condiciones de mayor fotoperíodo y temperatura durante esta etapa se asociaron significativamente con mayores niveles de dormición ($p < 0.05$; Ceccato *et al.* 2011). En forma similar, para la var. Olav la germinación a 6 °C fue mayor con el retraso en el momento de cosecha, asociado a la exposición en planta madre a menores temperaturas y días más cortos (Jacobsen *et al.* 1999). Resta evaluar estos efectos bajo condiciones controladas para poder cuantificar independientemente el efecto de cada factor.

Por otra parte, el almacenamiento de las semillas a temperaturas relativamente altas (25 °C vs. 5 °C) acelera el proceso de salida de dormición en ambos genotipos de quinua (Ceccato *et al.* 2011), y también en *C. album* (37 °C vs. 23°C, temperatura ambiente y 4°C; Karssen 1970).

2.2 Aspectos estructurales: Importancia de las cubiertas seminales.

Las cubiertas seminales explican una gran parte de la dormición expresada por las semillas. Una perforación a través del episperma y el pericarpio generó un aumento de hasta el 80% en la capacidad de germinación en semillas desarrolladas durante el verano, para dos accesiones de diferente origen (Ceccato 2011). Semillas de *C. polyspermum* respondieron en forma similar al perforado (Jacques 1968) y embriones aislados de otros genotipos de *C. quinoa* alcanzaron el 100% de germinación en madurez fisiológica, mientras que las semillas enteras (con perigonio) no germinaron (Bertero *et al.* 2001).

Este efecto disminuyó en siembras tardías y las

semillas, desarrolladas en invierno, no respondieron al perforado. No obstante, expresaron un nivel de dormición que no estaría impuesto por las cubiertas, revelando la presencia de dormición embrionaria en semillas de quinua (Ceccato 2011). Esta reducción en la dormición impuesta por cubiertas podría estar mediada por la influencia de las condiciones ambientales sobre el espesor y/u otras propiedades de las cubiertas.

Respecto del espesor de las cubiertas, se observó una reducción significativa en siembras tardías de fin de verano-otoño respecto de las primaverales para la accesión boliviana (2-Want), mientras que la accesión chilena, con mayor nivel de dormición, presentó en todas las fechas de siembra un episperma significativamente más grueso, aunque sin cambios en el espesor (Ceccato- 2011). La influencia del ambiente materno sobre las características de las cubiertas seminales se asocia al nivel de dormición en semillas de otras tres especies de *Chenopodium*. En *C. polyspermum* y *C. album*, el espesor de las cubiertas seminales y el poder germinativo de las semillas son afectados por el fotoperíodo experimentado durante su desarrollo (Jacques 1968, Karssen 1970, Pourrat y Jacques 1975). En *C. bonus-henricus*, la altitud a la que se desarrollan las plantas aumenta el espesor y el contenido de polifenoles en las cubiertas de las semillas cosechadas y disminuye su porcentaje de germinación. La temperatura media de los 30 días previos a la cosecha, en tanto, tuvo una correlación positiva con la germinación (Dorne 1981). En estudios arqueológicos se encontró para *C. berlandieri* y *C. quinoa* una disminución en el espesor de las cubiertas seminales asociada a la domesticación, y se sugirió que estaría relacionada con la selección en favor de bajos niveles de dormición (Gremillion 1993 a, b; Bruno 2005, 2006). Sin embargo, aún no se ha verificado una asociación clara entre el espesor de cubiertas y la dormición en estas especies.

2.4 Control hormonal de la dormición.

El control hormonal de la dormición se ejerce a través del balance entre las dos hormonas más importantes en su regulación: ácido abscísico (ABA), que incrementa la dormición, y el ácido giberélico (GA) que la reduce. El impacto de éstas se ejerce por variaciones tanto en el contenido como en la sensibilidad a las mismas (Karssen *et al.* 1983; Bewley y Black 1994; Hilhorst 1995; Steinbach *et al.* 1997; Koornneef *et al.* 2002; Kermode 2005; Feurtado y Kermode 2007). La aplicación de soluciones de inhibidores de la síntesis de

ambas hormonas, por aspersión directa sobre panojas de quinua durante el desarrollo de las semillas, reveló que las semillas de quinua requieren GA para germinar (Ceccato 2011).

La salida de dormición en quinua podría estar mediada por la reducción en su sensibilidad al ABA. Su aplicación en el medio de incubación inhibió la germinación de las semillas y ese efecto disminuyó durante la post-cosecha y más rápidamente a 25 que a 5 °C, asociado con la mayor velocidad de salida de dormición en semillas almacenadas a esta temperatura. Comparando genotipos, la accesión chilena Chadmo fue más sensible y persistente, en forma coherente con su mayor nivel de dormición (Ceccato 2011).

Por otra parte, las cubiertas podrían actuar como una limitación a la salida de inhibidores de la germinación al exterior de la semilla, dado que una mayor cantidad de ABA fue liberada al medio de incubación de semillas perforadas que en semillas enteras. En base a estas observaciones, se propuso como hipótesis que una variación en el espesor de las cubiertas en respuesta al ambiente materno regula la difusión de ABA fuera de la semilla durante la incubación, y este mecanismo participa en la modulación del nivel de dormición (Ceccato 2011). La figura 2 sintetiza las principales instancias de control de la dormición en semillas de quinua. Se presentan los diversos aspectos (ambientales, estructurales y hormonales) que participan en su determinación y regulación, las conexiones entre ellos y las hipótesis planteadas.

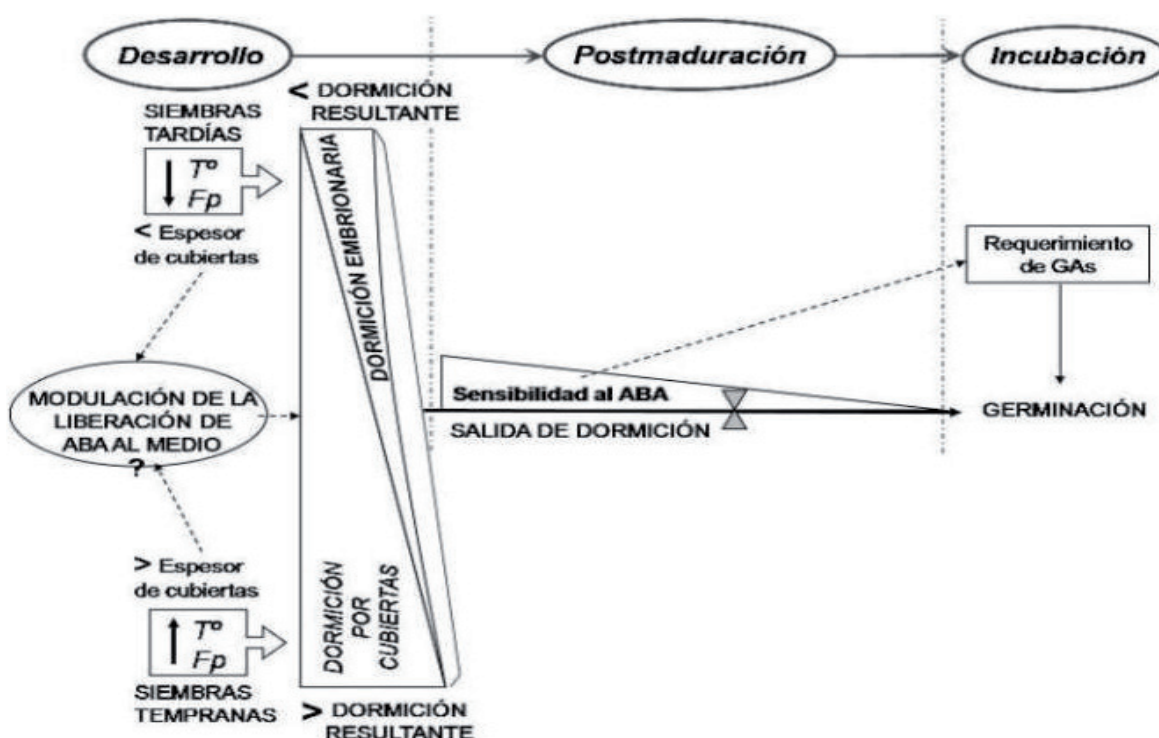


Figura 2. Modelo conceptual esquemático del control de la dormición en semillas de quinua, incluyendo las relaciones encontradas o hipotéticas entre los diferentes aspectos de su regulación. Líneas punteadas indican regulación, líneas continuas indican efectos directos. Durante el desarrollo de las semillas, las condiciones del ambiente determinan un nivel de dormición que resultará de los niveles de dormición impuesta por cubiertas y embrionaria. Un mecanismo propuesto para la imposición de dormición por cubiertas es a través de la regulación de la salida de ABA por medio de variaciones en el espesor de cubiertas en respuesta al ambiente de cultivo. Durante la postmaduración, la salida de dormición es regulada por la sensibilidad al ABA, que se pierde gradualmente y a una tasa modulada por la temperatura de almacenamiento. Finalmente, la germinación de las semillas estará condicionada a la presencia de GA y la temperatura de incubación. Modificado de Ceccato 2011.

3. Longevidad potencial y envejecimiento.

Las semillas de la mayoría de las especies poseen la capacidad de tolerar la pérdida de agua en distintos grados y de mantener la viabilidad durante el período anhidro, recuperando las funciones vitales rápidamente al ser rehidratadas. En cuanto a su conservación, se han clasificado como ortodoxas aquellas semillas que naturalmente se deshidratan hasta un contenido de agua en equilibrio con el ambiente y toleran un posterior secado artificial hasta aproximadamente 5% de contenido de agua sin perder la viabilidad (Ellis *et al.* 1990). La estabilidad de las semillas ortodoxas ha sido un factor crucial en el desarrollo de la agricultura.

Existen tres factores de fundamental importancia en el control de la longevidad de las semillas: el agua, la temperatura y el oxígeno (Roberts y Ellis 1989). La longevidad de las semillas ortodoxas aumenta con la disminución del contenido de agua y de la temperatura, dentro de cierto rango, en una forma cuantificable y predecible (Ellis y Roberts 1980). La predicción de la viabilidad de las semillas durante el almacenamiento es importante tanto para el manejo de colecciones de germoplasma, como para el manejo de producciones comerciales de semillas y su almacenamiento. Si bien las semillas de quinua presentan un comportamiento de tipo ortodoxo, pueden perder viabilidad en muy poco tiempo, más aun en condiciones de mayor temperatura y humedad (Ellis *et al.* 1993).

En cultivares o accesiones de quinua originarias de ambientes contrastantes, procedentes de nivel del mar (Chadmo y NL-6) o altiplano (Sajama y 2-Want), se observaron diferencias en el comportamiento durante el almacenamiento en diferentes condiciones, sin embargo no se ha podido demostrar una relación entre la tolerancia y el origen de las accesiones (Castellón; 2008). Las semillas de cuatro accesiones estudiadas, almacenadas a 43% HR mantuvieron altos valores de germinación normal, germinación y viabilidad. Sin embargo, solo las semillas de la accesión Chadmo mantuvieron, durante 14 semanas, altos niveles de germinación normal, aún en condiciones de almacenamiento poco propicias (75% HR), evidenciando una mayor longevidad que los otros cultivares estudiados (Castellón; 2008).

El contenido de agua es un factor importante

sobre la cinética de las reacciones de deterioro que ocurren en las semillas y el envejecimiento (Justice y Bass 1978; Priestley 1986). En semillas ortodoxas maduras, las reacciones enzimáticas no tendrían un rol importante en el envejecimiento debido a que el metabolismo enzimático requiere contenidos más altos de agua. Sin embargo, algunas reacciones espontáneas no-enzimáticas pueden ocurrir aún a muy bajos contenidos de agua (Priestley 1986; Wettlaufer y Leopold 1991; Sun y Leopold 1995). Estas reacciones pueden ocurrir mediante glicosilación no-enzimática con azúcares reductores, como las reacciones de Maillard y Amadori, o con aldehídos producto de la peroxidación lipídica mediada por radicales libres (Priestley y Leopold 1983; Priestley 1986; Wettlaufer y Leopold 1991; Sun y Leopold 1995; Murthy y Sun 2000). A más altas actividades de agua, ésta se localiza en multicapas como fase condensada y la movilidad del sistema se incrementa, estando ahora el agua disponible para reacciones enzimáticas degradativas. En el equilibrio, a temperatura constante, la actividad del agua (o potenciales agua, una medida del agua que está disponible para participar en diferentes reacciones) de los componentes de una mezcla son iguales, mientras que los contenidos de agua pueden no serlo.

Cuando las semillas se almacenan a temperatura constante en atmósferas con diferentes humedades relativas, sus contenidos de agua gradualmente llegan a un equilibrio con el medio, de manera tal que el contenido de agua final será función de la humedad relativa a la cual son almacenadas. La humedad relativa y el contenido de agua pueden ser representados en curvas de equilibrio o isothermas de sorción. Las isothermas de sorción de semillas ortodoxas poseen generalmente una forma sigmoidea que resulta indicativa de las tres regiones de interacción del agua (Vertucci y Roos 1993; Walters 1998) y varían entre diferentes especies debido a las diferencias en la composición de las semillas (Vertucci y Leopold 1987). La intensidad y naturaleza de la interacción del agua con los sólidos de la semilla incide sobre la velocidad de las reacciones de deterioro (Vertucci y Roos 1990; Leopold y Vertucci 1989). Por lo tanto, las características de sorción de las semillas pueden tener influencia sobre la variación de la longevidad de las semillas entre diferentes especies (Eira *et al.* 1999).

Isotermas de sorción obtenidas en cuatro accesiones de quinua (Chadmo, NL-6, 2-Want y Sajama) fueron similares; sin embargo su susceptibilidad al deterioro fue distinta (Castellión *et al.* 2010 b). De esta manera, la falta de correlación entre la longevidad y las propiedades de sorción en las diferentes accesiones indica que el contenido de agua en multicapas no es *per se* un factor limitante en el deterioro de las semillas.

El estado del agua y los cambios metabólicos han sido estudiados mediante la resonancia magnética nuclear protónica de baja resolución (TD-NMR) en muchos sistemas biológicos. Utilizando esta técnica en las accesiones antes mencionadas, Chadmo mostró los valores de relajación transversal asociada a los protones del agua más bajos indicando una menor movilidad molecular en relación a otros cultivares estudiados (Castellión *et al.* 2010 b).

Aunque las isotermas de sorción de agua fueron muy similares, el grado de movilidad del agua de multicapa correlaciona con la pérdida de viabilidad y puede ser considerado como un factor determinante de la cinética de las reacciones de deterioro involucradas en la pérdida de viabilidad de estas semillas. De esta manera, la información provista- por el tiempo de relajación transversal del agua permitiría predecir la longevidad de diferentes cultivares. (Castellión *et al.* 2010 b)

Las reacciones de Amadori y Maillard se refieren a una serie de complejas reacciones en las cuales las proteínas se agregan, contribuyendo al envejecimiento de las semillas mediante la alteración química de proteínas funcionales, reduciendo entonces la capacidad metabólica y la capacidad del sistema metabólico de limitar el daño mediado por radicales libres y de reparar el daño durante la germinación (Murthy *et al.* 2002).

En quinua, en estudios realizados con los cultivares Ollagüe y Baer II, se observó un significativo aumento de proteínas insolubles durante el almacenamiento, asociadas a glicosilación por reacciones de Maillard, y se logró correlacionar esto con la longevidad. Sin embargo, la solubilidad de las proteínas fue parcialmente restaurada mediante *priming* en ambos cultivares, independientemente de su capacidad de germinación (Castellión *et al.* 2010 a).

El análisis de fluorescencia de proteínas ha sido utilizado tradicionalmente para estudiar la

modificación de proteínas debida a las reacciones de Maillard durante el almacenamiento de semillas. El espectro de fluorescencia de productos de glicosilación avanzada varía entre especies (Wettlaufer y Leopold 1991; Murthy y Sun 2000; Murthy *et al.* 2002; Baker y Bradford 1994; Murthy *et al.* 2003) y muchas veces no es eficiente, como en el caso de la quinua, para correlacionar dichos ensayos con el deterioro de las semillas, atribuyendo esto a la interferencia con otros compuestos fluorescentes presentes en ellas (Baker y Bradford 1994; Castellión *et al.* 2010 a). La cuantificación de carboximetilisina es un método alternativo y novedoso para la cuantificación de AGEs (productos de glicosilación avanzada). -Mediante este método se detectaron altos niveles de AGEs en semillas envejecidas de quinua con bajo poder de germinación. Semillas sometidas a *priming* mostraron una ligera reducción en los AGEs, mostrando una fuerte asociación entre estos y el envejecimiento en semillas de quinua (Castellión *et al.* 2010 a).

La composición de los lípidos de reserva en la semilla está determinada por condiciones genéticas (Knowles 1988) y ambientales, como la luz y la temperatura, durante el desarrollo (Tremolières *et al.* 1982). Sin embargo, a causa del envejecimiento que ocurre en las semillas durante el almacenamiento, los ácidos grasos insaturados son susceptibles de ser peroxidados, siendo aquellos poliinsaturados más susceptibles que los monoinsaturados. En consecuencia, la variación de la composición lipídica durante el almacenamiento puede ser empleada como indicadora del envejecimiento.

Las proporciones de ácidos grasos de las semillas de las accesiones de quinua Chadmo y Sajama, muestran como diferencia principal una diferente proporción de abundancia relativa de los ácidos grasos oleico (monoinsaturado) y linoleico (poliinsaturado). Sorprendentemente, la accesión que resultó más rica en ácidos grasos poliinsaturados susceptibles a la oxidación fue Chadmo, aquella que mejor tolerancia ha mostrado al almacenamiento (Castellión 2008).

De existir daño sobre los ácidos grasos debido al envejecimiento, los efectos de la peroxidación lipídica se evidenciarían como una disminución en la composición relativa de ácidos grasos poliinsaturados (ácido linoleico y linolénico) y la formación de ácidos grasos de cadena más corta. Por otro lado, en las accesiones analizadas, no se detectaron indicadores

de ocurrencia de peroxidación lipídica como son la presencia de ácidos grasos de cadenas cortas o variaciones en las composiciones relativas de ácidos grasos poliinsaturados durante el almacenamiento. El análisis de la composición relativa de ácidos grasos poliinsaturados así como la sumatoria de los contenidos relativos de ácidos linoleico y linolénico no mostraron correlación con la germinación y viabilidad en las accesiones estudiadas (Castellión 2008).

En las mismas accesiones se reportó una alta estabilidad en las membranas durante el almacenamiento, cuyo deterioro está asociado a la autooxidación de ácidos grasos (Castellión 2008). Por otro lado, se ha reportado una alta estabilidad oxidativa de los lípidos en semillas de quinua (Ng-*et al.* 2007). Todo esto podría ser explicado por el alto contenido de tocoferoles previamente reportado en semillas de esta especie, dado que los mismos impedirían la propagación de la reacción actuando como antioxidantes- (Ruales y Nair 1992).

Discusión.

La gran variabilidad genética presente a lo largo de la distribución geográfica de la quinua permite encontrar genotipos adaptados a condiciones extremas tanto climáticas como edáficas, aun en una etapa tan vulnerable en el ciclo de un cultivo como es la germinación. Esto favorece la posibilidad de encontrar accesiones adaptadas o adaptables a las más diversas condiciones y alienta la expansión de este cultivo en el mundo. Por eso es de gran utilidad conocer los límites de tolerancia a condiciones adversas en las diversas accesiones y aquellas cualidades que las caracterizan, para facilitar así su selección y/o su inclusión en programas de mejoramiento sobre la base de un profundo conocimiento de la respuesta germinativa a diferentes factores de estrés.

Si bien la temperatura óptima para la germinación de las semillas de quinua se ubica entre 15 y 23° C, la temperatura de base calculada para la var. Olav muestra su capacidad de germinar a temperaturas cercanas a cero. Exposiciones temporales a temperaturas bajo cero (heladas) afectan la germinación en quinua, pero esto depende de la etapa de la germinación en la que ocurran. Durante la etapa III los efectos son menores y dependientes de la accesión, por lo que pueden obtenerse buenos

porcentajes de germinación en muchos casos. Bajos potenciales osmóticos producto del déficit hídrico también afectan la germinación pero en menor medida en aquellas accesiones que provienen de zonas salinas y áridas, mostrando su adaptación y alta tolerancia al estrés hídrico. En cuanto a la salinidad, las accesiones de Salares se muestran más tolerantes, como es esperable. No obstante, al diferenciar los efectos (osmótico e iónico) se encuentra una alta tolerancia en accesiones de Costa del centro de Chile, específicamente al factor iónico (Delatorre y Pinto 2009).

La dormición se presenta como un carácter infrecuente en semillas de quinua, considerando la gran variabilidad de genotipos de la especie. Su regulación es compleja, combinando factores físicos y hormonales, que a su vez son influenciados por el ambiente. Es necesario identificar marcadores moleculares, más simples y económicos que los fisiológicos, e incorporarlos a programas de mejoramiento, con lo que este carácter podría mejorar el desempeño de cultivos de quinua en regiones cálidas y húmedas, y reducir las pérdidas debidas al brotado pre-cosecha. A su vez, el manejo de la fecha de siembra es una opción para lograr que la influencia del ambiente favorezca un nivel de dormición adecuado.

Durante el almacenamiento, las semillas de quinua han demostrado tener una dinámica de envejecimiento significativamente variable entre accesiones o cultivares. Por ello, los parámetros calculados para estimar la longevidad de las semillas en esta especie (constantes de la ecuación de viabilidad) pueden ser poco precisos al intentar predecir cuánto tiempo mantendrá su viabilidad un lote de semillas en particular. Sin embargo, ciertas características de las semillas han mostrado correlación con la dinámica de envejecimiento entre accesiones. Así, la movilidad del agua de multicapas y la insolubilización de proteínas pueden medirse y ser utilizadas como indicadoras para predecir la longevidad de semillas en diferentes accesiones de quinua. Por otro lado, la composición lipídica no resulta un buen indicador debido a la alta estabilidad oxidativa de los lípidos que componen las semillas.

Resulta llamativo que la accesión Chadmo haya demostrado un alto nivel de dormición y tolerancia al brotado pre-cosecha, y a su vez una

particular tolerancia a condiciones adversas de almacenamiento, lo que le asegura una longevidad mayor en relación a otras accesiones o cultivares. No se ha demostrado hasta el momento si existe alguna relación causal entre ambos caracteres.

Referencias.

Allen P, R Benech-Arnold, D Batlla y K Bradford (2007).-Modeling of seed dormancy. En Bradford K y H Nonogaki (eds). *Seed Development, Dormancy and Germination*, 72-112. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.

Batlla D y R Benech-Arnold (2007). Predicting changes in dormancy level in weed seed soil banks: Implications for weed management. *Crop Protection* 26, 189-197.

Baker EH y KJ Bradford (1994). The fluorescence assay for Maillard product accumulation does not correlate with seed viability.-*Seed Science Research* 4, 103-106.

Benech-Arnold R (2004). Inception, Maintenance and Termination of Dormancy in Grain Crops: Physiology, Genetics and Environmental Control. En Benech-Arnold R y R Sánchez (eds). *Handbook of Seed Physiology: Applications to Agriculture*, 169-198. The Haworth Press, Binghamton, NY.

Benech-Arnold R, R Sánchez, F Forcella, B Kruk y C Ghersa (2000). Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* 67, 105-122.

Bennett MA (2004). Seed and agronomic factors associated with germination under temperature and water stress. En Benech-Arnold R y R Sánchez (eds). *Handbook of Seed Physiology: Applications to Agriculture*, 97-123. The Haworth Press, Binghamton, NY.

Bertero D, D Aiscorbe, S Piriz y R Benech-Arnold (2001). Susceptibilidad al brotado pre-cosecha en quinoa (*Chenopodium quinoa*). Décimo Congreso Internacional de Cultivos Andinos, Jujuy.

Bertero D y R Benech-Arnold (2000). Release from dormancy during seed development in quinoa: Variation associated to cultivar origin. ASA (American Society of Agronomy), CSSA (Crop Science Society of America), SSSA (Soil Science Society of America) Meeting, Minnessota.

Bewley J y M Black (1994).-*Seeds: Physiology of*

Development and Germination. Plenum-Press, New York.

Boero C, J González y F Prado (2000). Efecto de la temperatura sobre la germinación de diferentes variedades de quinoa (*Chenopodium-quinoa* Willd.). *Lilloa* 40, 103-108.

Bois JP, T Winkel, J Lhomme, JP Rafailac y ARocheteau (2006). Response of some Andean cultivars of quinoa (*Chenopodium-quinoa*-Willd.) to temperature: Effects on germination, phenology, growth and freezing. *European Journal of Agronomy* 25, 299-308.

Bove J, M Jullien yP Grappin (2001). Functional genomics in the study of seed germination.-*Genome-Biology*-3 (1), reviews1002.1-1002.5.

Bruno M (2005). ¿Domesticado o silvestre? Resultados de la investigación de semillas de *Chenopodium*-en Chiripa, Bolivia (1500-100 A.C.). *Textos-Antropológicos* 15, 39-50.

Bruno M (2006). A morphological approach to documenting the domestication of *Chenopodium* in the Andes.-En Zeder M, D Bradley, E Emshwiller y B Smith (eds). *Documenting Domestication: New genetic and archaeological paradigms*, 32-45.-University of California Press.

Carter L y J Chesson (1996). Two USDA researchers develop a moisture-seeking attachment for crop seeders that is designed to help growers plant seed in soil sufficiently moist for germination. *Seed-World* 134, 14-15.

Castelli ML (2008). Procesos de deterioro y mecanismos de protección y reparación involucrados en la pérdida diferencial de la viabilidad durante el almacenamiento en semillas de *Chenopodium-quinoa*-Willd. 116 p. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas.

Castelli M, S Matiacevich, -MP Buera y S Maldonado (2010-a).-Protein deterioration and longevity of quinoa seeds during long-term storage. *Food Chemistry* 121, 952-958.

Castelli M, S Maldonado y P Buera (2010 b). Molecular mobility and seed longevity in *Chenopodium quinoa*. En *Water Properties in Food, Health, Pharmaceutical and Biological Systems: ISOPOW* 10.

- Ceccato D, D Bertero y D Batlla (2011). Environmental control of dormancy in quinoa (*Chenopodium quinoa*) seeds: two potential genetic resources for pre-harvest sprouting tolerance. *Seed-Science-Research* 21, 133-141.
- Ceccato D (2011). Efecto de las condiciones ambientales durante el desarrollo, maduración y almacenamiento sobre la dormición en semillas de quinoa (*Chenopodium-quinoa*-Willd.) con tolerancia potencial al brotado pre-cosecha. 203 p. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Chilo G, M Vacca, R Carabajal y M Ochoa (2009). Efecto de la temperatura y salinidad sobre la germinación y crecimiento de plántulas de dos variedades de *Chenopodium-quinoa*. *Agriscientia* 26, 15-22.
- Cortés-Bugueño D y J Navarro-Honores (2010). Evaluación de efectos simples y combinados de salinidad y nutrientes en la germinación y vigor de diez ecotipos de quinoa (*Chenopodium-quinoa*-Willd). Seminario de Título para optar al título de Ingeniera Agrónoma y al grado académico de Licenciada en Agronomía. Universidad de La Serena, Chile.
- Delatorre J y M Pinto (2009). Importance of ionic and osmotic components of salt stress on the germination of four quinoa (*Chenopodium quinoa*-Willd.) selections.-*Chilean-Journal of Agricultural-Research* 69, 477-485.
- Delatorre J (2008). Efecto de la salinidad sobre la germinación y la fotosíntesis durante los primeros estados de crecimiento y desarrollo de ecotipos nativos de quinoa (*Chenopodium-quinoa*-Willd). 129 p. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Silvoagropecuarias y Veterinarias. Universidad de Chile.
- Delfino I (2008). Efecto de las bajas temperaturas sobre los estadios fenológicos en dos selecciones de quinoa (*Chenopodium-quinoa*-Willd.) del altiplano chileno. 120 p. Tesis de grado para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.
- Delouche J (2002). Germination and deterioration in seeds.-*Seed News Review* 6, 6.
- Dorne A (1981). Variation in seed germination inhibition of *Chenopodium bonus-henricus* in relation to altitude of plant growth.-*Canadian Journal of Botany* 59, 1893-1901.
- Eira MTS, C Walters, LS Caldas, LC Fazuoli, JB Sampaio y MCLL Dias (1999). Tolerance of *Coffea* spp. seeds to desiccation and low temperature. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*-11, 97-105.
- Ellis RH, TD Hong, MC Martin, F Pérez-García y C Gómez-Campo (1993). The long term storage of seeds of seventeen crucifers at very low moisture contents. *Plant Varieties and Seeds* 6, 75-81.
- Ellis RH, TD Hong, EH Roberts y KL Tao (1990). Low moisture content limits to relations between seed longevity and moisture. *Annals of Botany* 65, 493-504.
- Ellis R y E Roberts (1980). Improved equations for prediction of seed longevity.-*Annals of Botany* 45, 13-30.
- Feurtado A y A Kermode (2007). A merging of paths: abscisic acid and hormonal cross-talk in the control of seed dormancy maintenance and alleviation. En Bradford K y H Nonogaki (eds). *Seed Development, Dormancy and Germination*, 176-223. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.
- Giri GS y-WF Schillinger (2003).-Seed priming winter wheat for germination, emergence and yield.-*Crop-Science* 43, 2135-2141.
- González-Zertuche L y A Orozco-Segovia (1996). Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda-brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58, 15-30.
- Gremillion K (1993 a). Crop and weed in prehistoric eastern North America: The *Chenopodium*-example. *American Antiquity* 58, 496-509.
- Gremillion K (1993 b). The evolution of seed morphology in domesticated *Chenopodium*: An archaeological case study. *Journal of Ethnobiology* 13, 149-169.
- Gubler F, AA Millar y JV Jacobsen (2005). Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting.-*Current Opinion in Plant Biology* 8, 183-187.
- Hilhorst H (1995). A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research* 5, 61-73.
- Jacobsen SE y AB Bach (1998). The influence of temperature on seed germination rate in quinoa

(*Chenopodium-quinoa*-Willd).-Seed Science and Technology 26, 515-523.

Jacobsen S-E, B Jørnsgård, J Christiansen y O Stølen (1999). Effect of harvest time, drying technique, temperature and light on the germination of quinoa (*Chenopodium-quinoa*).-Seed Science and Technology 27, 937-944.

Jacobsen SE, A Mujica y CR Jensen (2003). The resistance of quinoa (*Chenopodium quinoa*-Willd) to adverse abiotic factors.-Food Reviews International 19(1-2), 99-109.

Jacques R (1968). Action de la lumière par l'intermédiaire du phytochrome sur la germination, la croissance-et le développement de *Chenopodium-polyspermum* L. Physiologie-Végétale 6, 137-164.

Jeller H, S Perez y J Raizer (2003).-Water uptake, priming, drying and storage effects in *Cassia excelsa*-Schrad seeds.-Brazilian Journal of Biology 63(1), 61-68.

Johnston M, M Pinto, G Fernández y A Riquelme (1999).-Curso: Fisiología de la germinación de semillas. 100 p. Departamento de Producción Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad de Chile.

Justice OL y LN Bass (1978). Principles and practices of seed storage. US Government printing office, Washington, D.C.

Karssen C (1970). The light promoted germination of the seeds of *Chenopodium album* L. III. Effect of the photoperiod during growth and development of the plants on the dormancy of the produced seeds.-Acta-Botanica-Neerlandica 19, 81-94.

Karssen C, D Brinkhorst-van der Swan, ABreekland y M Koornneef (1983). Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.-Planta 157, 158-165.

Kermode A (2005). Role of abscisic acid in seed dormancy.-Journal of Plant Growth Regulation 24, 319-344.

Knowles PF (1988). Recent advances in oil crop breeding. En E.H. Applewhite (ed.), Proceedings of the World Conference on Biotechnology for the Fats and Oils Industry, 35-38. American Oil Chemists' Society.

Koornneef M, L Bentsink y H Hilhorst (2002).-Seed dormancy and germination.-Current Opinion in Plant Biology 5, 33-36.

Koyro H-W y SS Eisa (2008). Effect of salinity on composition, viability and germination of seeds of *Chenopodium quinoa*-Willd.-Plant and Soil 302, 79-90.

Leopold AC y CW Vertucci (1989). Moisture as a regulator of physiological reaction in seeds. En Stanwood PC y MB McDonald (eds).-Seed Moisture, 51-67. CSSA Special Publication Nº 14. Crop Science Society of America, Madison.

López Fernández MP (2008). Longevidad de las semillas de nueve cultivares de *Chenopodium-quinoa*-Willd., procedentes de regiones contrastantes: Ecuación de la viabilidad y rol de las cubiertas seminales. 61 p. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Moncada S (2009). Hidro y osmocondicionamiento de semillas de quinua y sus efectos sobre la germinación a temperatura subóptima. 110 p. Tesis de grado para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile.

Mujica A (1988). Parámetros genéticos e índices de selección en quinua (*Chenopodium-quinoa*-Willd.). 158 p. Tesis de doctorado, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

Mujica A, J Izquierdo y J-P Marathe (2000). Capítulo I. Origen y descripción de la quinua. Disponible en: www.fao.org. Revisada el 15 de octubre de 2007

Munns R, D Schachtman y A Condon (1995). The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley.-Australian Journal of Plant Physiology 22, 561-569.

Murthy UMN, Y Liang, PP Kumar y WQ Sun (2002). Non-enzymatic protein modification by the Maillard reaction reduces the activities of scavenging enzymes in *Vigna radiata*. Physiologia Plantarum-115, 213-220.

Murthy UMN y WQ Sun (2000). Protein modification by the Amadori and Maillard reactions during seed storage: roles of sugar hydrolysis and lipid peroxidation. Journal of Experimental Botany 51, 1221-1228.

NgSC, A Anderson, J Coker y M Ondrus (2007).

- Characterization of lipid oxidation products in quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Food Chemistry* 101 (1), 185-192.
- Orsini F, M Accorsi, G Gianquinto, G Dinelli, F Antognoni, KB Ruiz-Carrasco, EA Martínez, M Alnayef, I Marotti, S Bosi y S Biondi (2011). Beyond the ionic and osmotic response to salinity in *Chenopodium quinoa*: functional elements of successful halophytism. *Functional Plant Biology* 38, 818-831.
- Paulsen GM y AS Auld (2004).-Preharvest Sprouting of Cereals.-En Benech-Arnold R y R Sánchez (eds). *Handbook of Seed Physiology: Applications to Agriculture*, 199-219. The Haworth Press, Binghamton, NY.
- Pourrat Y y R Jacques (1975). The influence of photoperiodic conditions received by the mother plant on morphological and physiological characteristics of *Chenopodium-polyspermum*-L. seeds. *Plant Science Letters* 4, 273-279.
- Prego I, S Maldonado y M Otegui (1998). Seed structure and localization of reserves in *Chenopodium quinoa*-Willd.-*Annals of Botany* 82, 481-488.
- Priestley, DA (1986). *Seed Aging: Implications for Seed Storage and Persistence in the Soil*. University Press, Comstock, Cornell.
- Priestley DA y AC Leopold (1983). Lipid changes during natural ageing of soybean seeds. *Physiologia Plantarum* 59, 467-470.
- Roberts EH y RH Ellis (1989). Water and seed survival. *Annals of Botany* 63, 39-52.
- Rosa M, M Hilal, JA González y FE Prado (2004). Changes in soluble carbohydrates and related enzymes induced by low temperature during early developmental stages of quinoa (*Chenopodium-quinoa*) seedlings. *Journal of Plant Physiology* 161, 683-689.
- Ruales J y BM Nair (1992). Nutritional quality of the protein in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) seeds. *Plant Foods for Human Nutrition* 42, 1-12.
- Ruiz-Carrasco KB, F Antognoni, AK Coulibaly, S Lizardi, A Covarrubias, EA Martínez, MA Molina-Montenegro, SBiondi y AZurita-Silva (2011). Variation in salinity tolerance of four lowland genotypes of quinoa (*Chenopodium quinoa*-Willd.) as assessed by growth, physiological traits, and sodium transporter gene expression.-*Plant Physiology and Biochemistry* 49, 1333-1341.
- Soeda Y, MC Konings, O Vorst, A Van Houwelingen, G Stoopen, C Maliepaard, G Kodde, R Bino, S Groot yA Van Der Geest (2005). Gene expression programs during *Brassica oleracea*-seed maturation, osmopriming, and germination are indicators of progression of the germination process and the stress tolerance level. *Plant Physiology* 137, 354-368.
- Steinbach H, R Benech-Arnold y R Sánchez (1997). Hormonal regulation of dormancy in developing sorghum seeds.-*Plant Physiology* 113, 149-154.
- Sun WQ y AC Leopold (1995). The Maillard reaction and oxidative stress during ageing of soybean seed. *Physiologia Plantarum* 94, 94-104.
- Tarquis A y K Bradford (1992). Prehydration and priming treatments that advance germination also increase the rate of deterioration of lettuce seeds. *Journal-of Experimental Botany* 43: 3, 307-317.
- Tremolieres A, JP Dubacq y D Drapier (1982). Unsaturated fatty acids in maturing seeds of sunflower and rape: Regulation by temperature and light intensity. *Phytochemistry* 21 (1), 41-45.
- Vertucci CW y EE Roos (1993). Theoretical basis of protocols for seeds storage: II. The influence of temperature on optimal moisture levels. *Seed Science Research* 3, 201-213.
- Walters C (1998). Understanding the mechanisms and kinetics of seed ageing. *Seed Science Research* 8, 223-244.
- Wettlaufer SH y AC Leopold (1991). Relevance of Amadori and Maillard products to seed deterioration. *Plant Physiology* 97, 165-169.
- Zhu JK (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress.-*Current Opinion in Plant Biology* 6, 441-445.